Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 16, No. 4, Winter. 2019, p. 743-759

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۶، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۷، ص. ۷۵۹-۷۴۳

تأثیر تنش شوری بر دستگاه فتوسنتزی کوشیا (*Bassia scoparia*) در شرایط مزرعه

جعفر نباتی[1*]- محمد کافی[2]- الهه برومند رضازاده[3]- علی معصومی[4]- محمد زارع مهرجردی[5]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۲/۰۵
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۳/۲۰

چکیده

تنش شوری سبب ایجاد تغییرات وسیعی در فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان می‌گردد. فتوسنتز یکی از فرآیندهای فیزیولوژیکی بنیادی و پیچیده است که می‌تواند تحت تأثیر تنش شوری قرار گیرد. میزان و نوع تأثیر بسته به گونه و ژنوتیپ گیاه و درجه شوری متفاوت است. به‌منظور بررسی اثر شوری بر ویژگی‌های فتوسنتزی گیاه کوشیا، آزمایشی به‌صورت کرت‌های دو بار خرد شده با سه سطح شوری (۵/۲، ۱۰/۵ و ۲۳/۱ دسی‌زیمنس بر متر) به‌عنوان عامل اصلی و سه توده کوشیا (بیرجند، بروجرد و سبزوار) به‌عنوان عامل فرعی و هفت زمان اندازه‌گیری به‌عنوان عامل فرعی فرعی در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. نتایج نشان داد که در تمام تیمارها تحت تأثیر گذر زمان میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق، هدایت روزنه‌ای و مقدار نسبی کلروفیل کاهش و میزان دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و کارایی مصرف آب افزایش یافت. توده‌های بیرجند و بروجرد به‌ترتیب بیشترین و کمترین شیب کاهش فتوسنتز را در طول زمان اعمال تنش شوری نشان دادند. افزایش شدت شوری اگرچه در مجموع باعث کاهش معنی‌دار فتوسنتز، تبخیر و تعرق و هدایت روزنه‌ای شد، با این حال تأثیر معنی‌داری روی میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی، مقدار نسبی کلروفیل و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II نداشت. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان فتوسنتز و تبخیر و تعرق اندازه‌گیری شده در تیمارهای شوری و توده‌ها تقریباً برابر بود. این نتایج نشان داد که اثر زمان بر سامانه فتوسنتزی گیاه کوشیا نسبت به تیمارهای شوری اعمال شده بیشتر بود. به نظر می‌رسد با گذر زمان و افزایش زیست‌توده گیاه، به واسطه افزایش تبخیر و تعرق، نیاز برای تأمین آب افزایش می‌یابد؛ که گیاه کوشیا با کاهش محتوی نسبی کلروفیل، با وجود محدودیت آب و کاهش هدایت روزنه‌ای، ضمن افزایش دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه و تأمین دی‌اکسید کربن مورد نیاز فتوسنتز، مقدار کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را افزایش می‌دهد. به علاوه به نظر می‌رسد که به دلیل ساختار متراکم زیست‌توده کوشیا، کاهش محتوی نسبی کلروفیل می‌تواند نقش مؤثری در نفوذ نور به لایه‌های پایین سطح سبز و افزایش راندمان فتوسنتزی در این لایه‌ها داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: تبخیر و تعرق، عملکرد کوانتومی

مقدمه

بوم‌نظام‌های مناطق خشک و نیمه‌خشک دارای خصوصیات منحصربه‌فردی نظیر نزولات جوّی کم، دمای بالا، تبخیر زیاد و رطوبت نسبی پایین می‌باشند. این شرایط به همراه مصرف بیش از حد منابع آبی سبب کاهش کمّی و کیفی منابع آب و شور شدن آب این مناطق شده و در نهایت رشد گیاهان به‌ویژه گیاهان زراعی را با مشکل روبه‌رو می‌کند. شوری بیش از ۱۰ درصد از اراضی زمین‌های زراعی را تحت تأثیر خود قرار داده و در مقیاس جهانی به‌سرعت در حال گسترش است. همچنین تنش شوری از جمله عوامل محیطی تعیین‌کننده باروری گیاهان و توزیع آن‌ها است و بیش از ۵۰ درصد از عملکرد گیاهان زراعی را کاهش می‌دهد (Bray *et al*. 2000).

باوجوداینکه رشد گیاه توسط فرآیندهای چندگانه فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی کنترل می‌شود، فتوسنتز یک رخداد کلیدی است که به‌طور اساسی در رشد و نمو گیاه نقش دارد. در فرآیند فتوسنتز، دو رویداد اجباری رخ می‌دهد: واکنش‌های فتوشیمیایی، که در آن انرژی نورانی به ATP و NADPH تبدیل و اکسیژن آزاد می‌شود و واکنش‌های بیوشیمیایی، که در آن دی‌اکسید کربن

۱- عضو هیات علمی و استادیار پژوهشکده علوم گیاهی، دانشگاه فردوسی مشهد
۲- عضو هیات علمی و استاد دانشکده کشاورزی و پژوهشکده علوم گیاهی، دانشگاه فردوسی مشهد
۳- دانش‌آموخته دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
۴- عضو هیات علمی و استادیار دانشگاه پیام نور
۵- عضو هیات علمی و استادیار مجتمع آموزش عالی شیروان
(*- نویسنده مسئول: Email: jafarnabati@ferdowsi.um.ac.ir)
DOI: 10.22067/gsc.v16i4.62845

به‌واسطه انرژی واکنش‌های روشنایی به کربوهیدرات‌ها احیاء می‌شود (Taiz and Zeiger, 2010). کلروپلاست یک مکان کلیدی برای فتوسنتز است که هر دو دسته واکنش‌های فتوشیمیایی و بیوشیمیایی فتوسنتز در آن انجام می‌گیرد. با این‌وجود، این اندامک بسیار حساس به تنش‌های محیطی ازجمله شوری بوده و نقش مهمی در تعدیل اثر تنش‌ها دارد (Saravanavel *et al.*, 2011). شوری زیاد، فتوسنتز را به‌واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای، اسیمیلاسیون دی‌اکسیدکربن و سرعت فعالیت فتوسیستم II کاهش می‌دهد. کاهش فتوسنتز احتمالاً متعاقب بسته شدن روزنه‌ها و یا ممانعت‌کننده‌های فتوسنتزی غیر روزنه‌ای رخ می‌دهد. مطالعات پیشین حاکی از کاهش غلظت کلروفیل، هدایت روزنه‌ای، میزان تبخیر و تعرق و ممانعت از رشد گیاه درنتیجه تنش شوری است (Zhang and Deng, 2012).

تنظیم هدایت روزنه‌ای برگ یکی از فرآیندهای اصلی در جلوگیری از خروج آب و دریافت دی‌اکسیدکربن است (Medici *et al.*, 2007). بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش شوری و خشکی عمدتاً به دلیل کاهش تورژسانس برگ و فشار بخار اتمسفر با پیام‌های شیمیایی تولید شده از ریشه می‌باشد. بنابراین کاهش میزان فتوسنتز تحت تنش‌های محیطی مانند شوری و خشکی که معمولاً با هم اتفاق می‌افتد، به‌طور معمول به جلوگیری از هدایت مزوفیلی و بسته شدن روزنه‌ها در تنش ملایم و شدید مربوط می‌شود (Chaves *et al.*, 2009).

اثر شوری بر فتوسنتز به‌طور مستقیم به محدودیت‌های روزنه‌ای در فرآیند انتشار گازها که درنهایت فتوسنتز و متابولیسم مزوفیلی را تحت تأثیر قرار می‌دهد برمی‌گردد. البته در تنش شوری اثر تنش اسمزی و یونی بر دستگاه فتوسنتزی و متابولیسم مورد انتظار است. با توجه به مطالعات پیشین، غشاء سلولی به تنش شوری حساس است. غلظت بالای یون‌های مضر مانند سدیم و کلر که تحت تنش شوری در کلروپلاست تجمع پیدا می‌کنند به غشاء تیلاکوئیدها خسارت وارد می‌کنند (Omoto *et al.*, 2010). در غلظت‌های بالای یون‌ها، انتقال الکترون و فسفوریلاسون نوری در غشاء تیلاکوئیدهای جدا شده، به‌سرعت متوقف می‌گردد (Mittal *et al.*, 2012). با توجه به مطالب ذکرشده ملاحظه می‌شود که تنش شوری موجب کاهش قابل‌توجه فتوسنتز از طریق محدودیت‌های روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای می‌شود. بنابراین در صورتی‌که بتوان گیاهانی شناسایی کرد که کمتر تحت تأثیر تنش شوری قرار گیرند می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی و حتی اهلی‌سازی جهت کشت در مناطق شور استفاده کرد. در این رابطه کوشیا گیاهی است که می‌تواند در این زمینه مورد استفاده قرار گیرد.

مطالعات صورت گرفته در ارتباط با خصوصیات تحمل به شوری کوشیا (*Bassia scoparia* syn. *Kochia scoparia*) نشان‌دهنده تحمل بالای این گیاه به شوری است (Kafi *et al.*, 2010; Jami Al Ahmadi and Kafi, 2008). این‌گونه هالوفیت در شرایط شور- قلیایی، جوانه‌زنی عادی نشان داده و توانایی آن در جوانه‌زنی، رشد و سبز شدن سریع معمولاً به استقرار این گیاه در بسترهای بذر کم‌عمق و شور کمک می‌نماید (Jami Al Ahmadi and Kafi, 2008). کوشیا سازگار با خاک‌های شور است و افزایش نمک تا ۵۰ و ۸۵ میلی‌اکی والان در ۱۰۰ گرم ماده خشک هیچ علامتی مبنی بر خسارت شوری ایجاد نمی‌کند و لذا گیاه در این مناطق رشد مناسبی دارد (Edwing and Dobrowolski, 1992). در آزمایشی افزایش شوری خاک تا ۲۰ دسی‌زیمنس بر متر پس از ۱۱ هفته آبیاری با آب شور، هیچ اثر منفی بر رشد بوته‌های کوشیا ایجاد نکرد (Salehi *et al.*, 2009).

با این وجود مطالب زیادی در ارتباط با واکنش سیستم فتوسنتزی این گیاه به شوری گزارش نشده است. این مطالعه با هدف بررسی روند اثر شوری در طی زمان بر سیستم فتوسنتزی کوشیا به‌عنوان یک گیاه متحمل به شوری انجام شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در طی سال زراعی ۸۷- ۱۳۸۶ در ایستگاه تحقیقات شوری قطب علمی گیاهان ویژه، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد واقع در مزرعه نمونه آستان قدس رضوی در قالب آزمایش کرت‌های دو بار خرد شده بر پایه طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. سه سطح شوری آب آبیاری با هدایت الکتریکی ۵/۲، ۱۰/۵ و ۲۳/۱ دسی زیمنس بر متر (تهیه‌شده از چاه‌های واقع در این منطقه) به‌عنوان کرت‌های اصلی و سه توده کوشیا شامل توده‌های محلی بیرجند، بروجرد و سبزوار به‌عنوان کرت‌های فرعی و هفت زمان اندازه‌گیری به‌عنوان کرت فرعی فرعی در نظر گرفته شدند. قبل از کاشت با نمونه‌برداری از خاک، خصوصیات شیمیایی خاک ثبت شد (جدول ۱).

ابعاد هر کرت فرعی ۲/۵×۶ متر و فاصله بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. کاشت در اول خردادماه صورت گرفت و تا استقرار کامل گیاهچه‌ها، آبیاری با آب ۵/۲$dS.m^{-1}$ انجام شد. عملیات داشت شامل وجین و کوددهی نیتروژن با منشأ اوره به مقدار ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار (در دو نوبت) انجام گرفت و تراکم نهایی به ۳۰ بوته در مترمربع رسانده شد. پس از استقرار کامل بوته‌ها (۳۰ روز بعد از کاشت) تیمارهای آبیاری با آب ۱۰/۵ و ۲۳/۱$dS.m^{-1}$ اعمال گردید. آبیاری به‌صورت هفتگی انجام و میزان آب مصرفی در هر دور آبیاری ۳۰ لیتر در مترمربع بود که میزان آن توسط کنتور اندازه‌گیری شد.

جدول ۱- خصوصیات شیمیایی خاک (صفر تا ۳۰ سانتی‌متری) و منابع آب مورد استفاده در آزمایش

Table 1- Chemical characteristics of soil (0-30cm) and water sources used in the experiment

	Na^{+}	Ca^{++}	Mg^{++}	K^{+}	SO_4^{-2}	CO_3^{-2}	HCO_3^{-}	Cl^{-}	EC
	(meq.l^{-1})								dS.m^{-1}
Soil	31.10	10.60	10.20	0.75	31.30	0.00	1.80	26.80	5.80
Water source No. 1	32.50	6.60	9.20	0.23	15.00	0.40	2.40	34.40	5.20
Water source No. 2	67.10	16.40	22.20	0.38	25.00	0.00	3.00	75.60	10.50
Water source No. 3	179.80	27.00	46.80	0.31	56.10	0.00	3.20	172.40	23.10

سی روز پس از اعمال تیمارهای تنش شوری در اول مردادماه، اندازه‌گیری فتوسنتز، تبخیر و تعرق، هدایت روزنه‌ای و میزان دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه در جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه‌یافته آغاز و به‌صورت هفتگی به مدت هفت هفته ادامه یافت. جهت اندازه‌گیری این صفات از دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل LCA4، ساخت شرکت ADC، کشور انگلستان) استفاده شد. همچنین در طی این مدت، مقدار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته با استفاده از دستگاه فلوریمتر OPTI (مدل OS1-FL، ساخت شرکت Opti-Sciences, Inc. کشور آمریکا) و محتوای نسبی کلروفیل (عدد اسپد[1]) با دستگاه Mintola Reading SPAD-502, Japan با سه نمونه‌گیری در هر تکرار اندازه‌گیری شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها بین ساعت هشت تا ۱۰ صبح انجام گرفت. کارایی مصرف آب از طریق تقسیم مقدار فتوسنتز خالص بر تعرق محاسبه شد. در ابتدای مرحله گرده‌افشانی، اندازه‌گیری کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها انجام شد (Dere *et al.*, 1998). برای این منظور ۱۰۰ میلی‌گرم برگ تازه از برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته جدا و استخراج رنگ‌دانه‌ها با استفاده از اتانول ۹۶ درصد انجام شد. میزان جذب در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۵۳ و ۶۶۶ نانومتر با استفاده از اسپکتروفوتومتر (Jenway UV-Visible Spectrophotometer Model 6305) اندازه‌گیری شد. همچنین در این مرحله، سطح سبز برگ توسط دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (Delta T) تعیین گردید.

تجزیه و تحلیل داده‌ها در صفاتی که در طول زمان اندازه‌گیری شدند به‌صورت کرت‌های خرد شده در زمان و با استفاده از نرم‌افزار Minitab 16 و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون LSD در سطح اطمینان ۹۵٪ صورت گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین سطوح تنش شوری، برهمکنش شوری و توده و نیز شوری و زمان اندازه‌گیری از نظر فتوسنتز تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲) و تنش شوری باعث کاهش فتوسنتز گردید (جدول ۳). در بررسی روند تأثیر شوری بر فتوسنتز مشاهده شد که با افزایش سن، میزان تأثیر شوری بر فتوسنتز افزایش یافت (جدول ۴). پنج هفته پس از اعمال تنش شوری، تیمار ۲۳/۱dS.m^{-1} حدود ۲۸ درصد فتوسنتز کمتری نسبت به تیمارهای ۵/۲ و ۱۰/۵dS.m^{-1} داشت. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان فتوسنتز اندازه‌گیری شده در هر سه تیمار تنش شوری تقریباً برابر بود. در نهمین هفته پس از اعمال تنش شوری، شیب کاهش فتوسنتز در تیمارهای ۱۰/۵ و ۲۳/۱dS.m^{-1} نسبت به تیمار ۵/۲dS.m^{-1} تندتر بود. در انتهای فصل رشد، میزان فتوسنتز در تمام سطوح تنش، افت چشمگیری داشت و با اختلاف ناچیزی در یک سطح قرار گرفتند (جدول ۴).

پنج هفته پس از اعمال تنش شوری، بیشترین میزان فتوسنتز به‌ترتیب در توده‌های بیرجند، سبزوار و بروجرد مشاهده شد. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، در مورد توده‌ها نیز همانند سطوح تنش شوری، میزان فتوسنتز اندازه‌گیری شده تقریباً با هم برابر بود. در انتهای فصل رشد، میزان فتوسنتز توده‌های بیرجند و بروجرد با هم برابر و ۳۱ درصد بیش از توده سبزوار بود (جدول ۴).

بیشترین میزان کاهش فتوسنتز با افزایش تنش شوری از سطح ۵/۲ به ۲۳/۱dS.m^{-1}، در توده بروجرد مشاهده گردید (۴۰/۵ درصد) (جدول ۴). با توجه به اینکه اندازه‌گیری فتوسنتز در تمام مراحل از جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه‌یافته انجام شد، روند کاهش میزان فتوسنتز احتمالاً بیشتر تحت تأثیر تنش شوری در کوشیا باشد که تجمع نمک‌ها در داخل سلول‌ها باعث اختلال در انجام فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی فتوسنتز شده است.

مقدار تبخیر و تعرق در طول دوره رشد گیاه متفاوت بود. به‌طورکلی با گذشت زمان و نزدیک شدن به انتهای فصل رشد، تبخیر و تعرق روند کاهشی نشان داد (جدول ۴). چهار هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان کاهش تبخیر و تعرق در تیمار ۲۳/۱dS.m^{-1} به‌ترتیب ۲۵ و ۲۰ درصد نسبت به تیمارهای ۵/۲ و ۱۰/۵dS.m^{-1} کمتر بود. شیب کاهش تبخیر و تعرق در هفتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، افزایش شدیدی نشان داد و در هشتمین هفته پس از آغاز اعمال تنش شوری در تمام تیمارهای شوری تقریباً یکسان شد.

1- SPAD

تغییرات تبخیر و تعرق در طول آزمایش با تغییرات فتوسنتز همسو بود با این تفاوت که از نظر زمانی تغییرات تبخیر و تعرق کمی زودتر از فتوسنتز اتفاق افتاد (جدول ۴).

شیب کاهش تبخیر و تعرق با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری در توده بیرجند بیشتر از توده‌های بروجرد و سبزوار بود. افت شدید تبخیر و تعرق هر سه توده کوشیا در هفته هشتم پس از اعمال تنش شوری اتفاق افتاد و پس از آن این روند کاهشی تا انتهای فصل رشد با شیبی بسیار ملایم ادامه یافت.

توده بیرجند نسبت به توده‌های بروجرد و سبزوار به‌ترتیب ۱۱ و ۱۵ درصد تبخیر و تعرق بیشتری داشت (جدول ۴). یکی از اثرات تجمع نمک در گیاهان، کاهش میزان محتوای نسبی آب و در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها جهت مدیریت منابع آب داخلی گیاه و نیز جذب آب است. مدیریت روزنه‌ها جهت کاهش مصرف آب، موجب کاهش تبخیر و تعرق و در نهایت فتوسنتز می‌گردد.

با افزایش سطح تنش شوری از ۵/۲ به ۲۳/۱dSm^{-1}، دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه به میزان سه پی‌پی‌ام افزایش اما در تنش شوری ۱۰/۵dSm^{-1} به مقدار ۱۲/۵۷ پی‌پی‌ام کاهش یافت که نشان‌دهنده بسته‌تر شدن روزنه‌ها در این سطح شوری می‌باشد (جدول ۳). میزان دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه به میزان باز و بسته بودن روزنه‌های برگ بستگی دارد. زمانی‌که گیاه در معرض تنش خشکی و شوری قرار می‌گیرد، به‌منظور مدیریت آب موجود در داخل خود اقدام به بستن روزنه‌ها و کاهش میزان تبخیر و تعرق می‌کند. کاهش دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه در تیمار ۱۰/۵dSm^{-1} نسبت به ۵/۲dSm^{-1} احتمالاً نشان‌دهنده عدم تأثیر تنش شوری در این سطح بر روزنه‌های گیاه کوشیا باشد. بین توده‌ها و همچنین برهمکنش سطوح تنش شوری و توده از نظر میزان دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳).

میزان افزایش دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه در توده بیرجند، بروجرد و سبزوار از پنجمین هفته پس از اعمال تنش شوری تا یازدهمین هفته به‌ترتیب ۱۴/۴، ۱۱/۳ و ۱۴ درصد بود (جدول ۴). همچنین با افزایش سطح تنش شوری از ۵/۲ به ۱۰/۵ و ۲۳/۱ dSm^{-1} میزان افزایش دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه از پنجمین هفته پس از اعمال تنش شوری تا یازدهمین هفته به ترتیب ۱۳/۳، ۱۲/۲ و ۹/۵ درصد بود (جدول ۴). میزان افزایش دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه در تمامی توده‌ها و نیز سطوح تنش شوری مورد مطالعه در هشتمین هفته پس از آغاز اعمال تنش شوری چشمگیر بود. مدیریت غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه می‌تواند به‌عنوان پیام گیاه برای مقابله با تنش‌های محیطی باشد. بسته شدن روزنه در اثر تنش با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن در اتاقک زیر روزنه همراه است؛ بنابراین گیاه تا سطحی از تنش که اختلالی در فرایندهای حیاتی و فتوسنتزی ایجاد نکند مبادرت به بستن روزنه‌ها نمی‌کند.

جدول ۲- تجزیه واریانس (سطح احتمال) فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 2- Analysis of variance (P value) of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO_2 concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	فتوسنتز Photosynthesis	تبخیر و تعرق Evapotranspiration	دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه Sub-stomatal CO_2 concentration	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	محتوای نسبی کلروفیل Relative chlorophyll content	کارایی مصرف آب Water use efficiency
Replication تکرار	2	0.005	0.319	0.234	0.017	0.019	0.001
Salinity شوری	2	0.002^{**}	0.001^{**}	0.009^{**}	0.001**	0.372^{ns}	0.777^{ns}
Error a خطا	4						
Mass توده	2	0.312^{ns}	0.206^{ns}	0.892^{ns}	0.192^{ns}	0.421^{ns}	0.939^{ns}
Mass×Salinity شوری×توده	4	0.036^{*}	0.032^{*}	0.033^{*}	0.044^{*}	0.055^{ns}	0.925^{ns}
Time زمان	6	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}
Time×Salinity شوری×زمان	12	0.037^{*}	0.013^{*}	0.045^{*}	0.043^{**}	0.001**	0.045^{*}
Time×Mass توده×زمان	12	0.037^{*}	0.028^{*}	0.018^{*}	0.967^{ns}	0.039^{*}	0.026^{*}
شوری×توده×زمان Time×Mass×Salinity	24	0.037^{*}	0.034^{*}	0.037^{*}	0.919^{ns}	0.026^{*}	1.000^{ns}
Error خطا	120						

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و غیر معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد

* and ** significant at levels of 5% and 1% and ns: not significant at level of 5%

جدول ۳- میانگین مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 3- Means of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO_2 concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses

		فتوسنتز **Photosynthesis** **($\mu mol.m^{-2}s^{-1}$)**	تبخیر و تعرق **Evapotranspiration** **($mmol.m^{-2}s^{-1}$)**	دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه **Sub-stomatal CO_2 concentration** **(ppm)**	هدایت روزنه‌ای **Stomatal conductance** **($mol.m^{-2}s^{-1}$)**	محتوای نسبی کلروفیل **Relative chlorophyll content**	کارایی مصرف آب **Water use efficiency** **($\mu mol\ CO_2\ mmol\ H_2O^{-1}$)**
شوری (Salinity) dSm^{-1}							
	5.2	12.24^{a}	4.06^{a}	309^{ab}	0.538^{a}	29.57^{a}	3.93^{a}
	10.5	10.78^{ab}	3.32^{b}	297^{b}	0.414^{b}	28.44^{a}	4.07^{a}
	23.1	9.07^{b}	2.87^{b}	312^{a}	0.334^{b}	29.41^{a}	3.93^{a}
توده (Mass)							
بیرجند	Birjand	11.48^{a}	3.70^{a}	305^{a}	0.472^{a}	28.87^{a}	3.94^{a}
بروجرد	Borujerd	10.32^{a}	3.34^{a}	305^{a}	0.413^{a}	29.43^{a}	3.97^{a}
سبزوار	Sabzevar	10.28^{a}	3.21^{a}	307^{a}	0.402^{a}	29.12^{a}	4.02^{a}
	توده× شوری (Salinity×Mass)						
$5.2dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	12.16^{ab}	3.85^{ab}	310^{a}	0.569^{a}	28.88^{a}	3.97^{a}
	بروجرد Borujerd	12.77^{a}	4.38^{a}	309^{a}	0.563^{a}	30.06^{a}	3.87^{a}
	سبزوار Sabzevar	11.78^{ab}	3.97^{ab}	308^{a}	0.483^{ab}	29.79^{a}	3.95^{a}
$10.5dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	11.20^{ab}	3.83^{ab}	290^{a}	0.437^{ab}	27.23^{a}	3.91^{a}
	بروجرد Borujerd	10.59^{ab}	3.17^{ab}	292^{a}	0.392^{ab}	29.14^{a}	4.22^{a}
	سبزوار Sabzevar	10.55^{ab}	2.95^{ab}	308^{a}	0.413^{ab}	28.95^{a}	4.08^{a}
$23.1dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	11.08^{ab}	3.43^{ab}	314^{a}	0.409^{ab}	30.52^{a}	3.95^{a}
	بروجرد Borujerd	7.60^{b}	2.45^{b}	315^{a}	0.284^{b}	29.08^{a}	3.82^{a}
	سبزوار Sabzevar	8.52^{ab}	2.72^{b}	306^{a}	0.310^{b}	28.64^{a}	4.03^{a}

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different at 5% probability level based on LSD test.

کوشیا گیاهی متحمل بـه تـنش شـوری اسـت (Salehi *et al.*, 2009) و همان‌طور که ملاحظه شد تـا سـطح شـوری ۱۰/۵ dSm^{-1}، غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه پـایین بـود و حتـی در سـطح ۲۳/۱ dSm^{-1} نیز میزان افزایش دی‌اکسیدکربن در اتاقک زیر روزنه از ۱۳ درصد فراتر نرفت که می‌تواند ناشی از تحمل بالای گیاه کوشیا به تنش شوری باشد (جدول ۳).

میزان هدایت روزنه‌ای با افزایش شدت تنش شوری کاهش یافت و بین سطوح مختلف تنش شوری اختلاف معنی‌دار بود بـه‌نحـوی‌کـه میانگین این صفت در تیمار ۵/۲dSm^{-1} نسبت بـه تیمارهـای ۱۰/۵ و ۲۳/۱dSm^{-1} به‌ترتیب ۳۰ و ۶۱ درصد بیشـتر بـود (جـدول ۳). بـین توده‌های مورد مطالعه ازنظـر هـدایت روزنـه‌ای اخـتلاف معنـی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳).

جدول ٤- میانگین مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 4- Means of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO_2 concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses during salinity stress period.

	هفته پس از اعمال تنش Weeks after starting salinity stress	فتوسنتز Photosynthesis	تبخیر و تعرق Evapotranspiration	دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه Substomatal CO_2 concentration	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance	محتوای نسبی کلروفیل Relative chlorophyll content	کارایی مصرف آب Water use efficiency
توده (Mass)		(μmol.m^{-2}s^{-1})	(mmol.m^{-2}s^{-1})	(ppm)	(mol.m^{-2}s^{-1})		(μmol CO_2 mmol H_2O^{-1})
بیرجند Birjand	5	17.8^{a}	6.67^{ab}	285^{a-d}	0.581^{a}	37.2^{a}	2.67^{f-h}
	6	14.8^{a-c}	7.44^{a}	264^{d}	0.576^{a}	34.1^{a-d}	1.99^{h}
	7	14.7^{a-c}	4.26^{b-d}	282^{b-d}	0.510^{a}	31.9^{b-f}	3.45^{c-h}
	8	10.7^{a-d}	1.90^{d-f}	319^{a-c}	0.480^{a}	29.3^{d-g}	5.63^{a-c}
	9	8.7^{b-d}	1.55^{d-f}	324^{ab}	0.455^{a}	25.6^{g-i}	5.61^{a-c}
	10	7.30^{b-d}	2.65^{c-f}	335^{a}	0.465^{a}	23.5^{h-j}	2.75^{f-h}
	11	6.40^{cd}	1.44^{d-f}	326^{ab}	0.237^{a}	20.5^{j}	4.44^{a-f}
بروجرد Borujerd	5	13.2^{a-d}	4.99^{a-c}	292^{a-d}	0.465^{a}	37.9^{a}	2.65^{g-h}
	6	14.7^{a-c}	7.58^{a}	269^{cd}	0.606^{a}	34.7^{a-c}	1.94^{h}
	7	11.7^{a-d}	3.84^{b-f}	290^{a-d}	0.394^{a}	32.4^{b-e}	3.05^{d-h}
	8	10.5^{a-d}	1.79^{d-f}	319^{a-c}	0.399^{a}	29.4^{c-g}	5.87^{a-b}
	9	7.80^{b-d}	1.31^{ef}	313^{a-d}	0.379^{a}	27.8^{e-i}	5.95^{a-c}
	10	7.90^{b-d}	2.50^{c-f}	330^{ab}	0.409^{a}	22.9^{ij}	3.16^{d-h}
	11	6.40^{cd}	1.34^{ef}	325^{ab}	0.237^{a}	20.8^{j}	4.78^{a-e}
سبزوار Sabzevar	5	15.7^{ab}	5.77^{a}b	286^{a-d}	0.556^{a}	37.1^{ab}	2.72^{f-h}
	6	13.6^{a-d}	6.40^{ab}	296^{a-d}	0.500^{a}	35.4^{a-d}	2.13^{h}
	7	12.5^{a-d}	4.15^{b-e}	284^{a-d}	0.439^{a}	32.9^{b-e}	3.01^{e-h}
	8	10.2^{a-d}	1.58^{d-f}	314^{a-d}	0.348^{a}	28.5^{e-h}	6.46^{a}
	9	7.80^{b-d}	1.49^{d-f}	328^{ab}	0.465^{a}	27.6^{f-i}	5.23^{a-d}
	10	7.20^{b-d}	1.86^{d-f}	318^{a-c}	0.308^{a}	23.3^{ij}	3.87^{b-h}
	11	4.90^{d}	1.22^{f}	326^{ab}	0.197^{a}	19.4^{j}	4.02^{a-g}
شوری (Salinity)							
5.2 dSm^{-1}	5	17.2^{a}	6.49^{ab}	287^{a-d}	0.606^{a-c}	36.3^{a-c}	2.65^{fg}
	6	17.5^{a}	9.28^{a}	288^{a-d}	0.702^{a}	33.9^{b-e}	1.89^{g}
	7	14.7^{a-c}	4.62^{b-f}	289^{a-d}	0.556^{a-c}	32.2^{c-f}	3.18^{d-g}
	8	10.0^{a-d}	1.85^{f-h}	314^{a-c}	0.429^{a-c}	29.6^{e-g}	5.41^{a-d}
	9	10.0^{a-d}	1.85^{f-h}	331^{ab}	0.641^{ab}	27.1^{f-i}	5.41^{a-d}
	10	10.2^{a-d}	2.82^{d-h}	325^{a-c}	0.566^{a-c}	25.0^{g-i}	3.62^{b-g}
	11	6.30^{b-d}	1.55^{gh}	331^{ab}	0.268^{bc}	23.0^{h-j}	4.06^{b-f}
10.5 dSm^{-1}	5	17.1^{a}	6.08^{bc}	281^{b-d}	0.576^{a-c}	36.8^{ab}	2.81^{e-g}
	6	15.1^{ab}	6.52^{ab}	239^{d}	0.601^{a-c}	34.9^{a-d}	2.32^{g}
	7	12.6^{a-d}	4.31^{b-g}	292^{a-c}	0.470^{a-c}	32.9^{b-e}	2.92^{e-g}
	8	10.7^{a-d}	1.64^{gh}	315^{a-c}	0.364^{a-c}	29.6^{d-g}	6.52^{a}
	9	7.50^{b-d}	1.29^{h}	307^{a-c}	0.333^{a-c}	25.3^{g-i}	5.81^{a-d}
	10	6.40^{b-d}	2.10^{e-h}	322^{a-c}	0.354^{a-c}	21.4^{ij}	3.05^{e-g}
	11	6.00^{cd}	1.28^{h}	320^{a-c}	0.202^{c}	18.2^{j}	4.69^{a-e}
23.1 dSm^{-1}	5	12.3^{a-d}	4.87^{b-e}	295^{a-c}	0.419^{a-c}	39.1^{a}	2.53^{fg}
	6	10.5^{a-d}	5.62^{b-d}	303^{a-c}	0.379^{a-c}	35.2^{a-d}	1.87^{g}
	7	11.7^{a-d}	3.32^{c-h}	275^{c-d}	0.318^{a-c}	32.2^{c-e}	3.52^{c-g}
	8	10.8^{a-d}	1.79^{f-h}	322^{a-c}	0.424^{a-c}	28.1^{e-h}	6.03^{ab}
	9	6.80^{b-d}	1.21^{h}	326^{a-c}	0.323^{a-c}	28.5^{e-g}	5.62^{a-c}
	10	6.00^{cd}	2.09^{e-h}	336^{a}	0.263^{bc}	23.3^{h-j}	2.87^{e-g}
	11	5.40^{d}	1.17^{h}	326a^{-c}	0.202^{c}	18.9^{j}	4.62^{a-e}

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

برهمکنش سطوح تنش شوری و توده‌ها از نظر هدایت روزنه‌ای نشان داد که با افزایش شدت تنش از ۵/۲ به ۲۳/۱dSm^{-1}، مقدار هدایت روزنه‌ای در توده‌های بیرجند، بروجرد و سبزوار به‌ترتیب ۲۸، ۵۰ و ۳۶ درصد کاهش داشت (جدول ۳). در توده بیرجند میزان کاهش هدایت روزنه‌ای با افزایش سطح تنش شوری تا ۱۰/۵ dSm^{-1} حدود ۲۳ درصد کاهش یافت و با افزایش شدت تنش از ۱۰/۵dSm^{-1} به ۲۳/۱dSm^{-1} میزان کاهش حدود پنج درصد بود که نسبت به سایر توده‌ها کمتر بود (جدول ۳). بنابراین می‌توان عنوان کرد که توده بیرجند در شرایط افزایش شدت تنش شوری مدیریت روزنه‌ای بهتری نسبت به سایر توده‌ها از خود بروز داده است. با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری، میزان هدایت روزنه‌ای در همه توده‌ها روند نزولی داشت و در هفته یازدهم پس از اعمال تنش شوری به حداقل میزان خود رسید. در این میان توده سبزوار کمترین هدایت روزنه‌ای را در هفته یازدهم پس از اعمال تنش به خود اختصاص داد (جدول ۴). میزان کاهش هدایت روزنه‌ای در طی زمان در توده سبزوار بیش از توده بیرجند و در توده بیرجند بیش از توده بروجرد بود (جدول ۴). بررسی شیب کاهش هدایت روزنه‌ای در تیمارهای مختلف شوری با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش نشان داد که در تیمار ۵/۲ dSm^{-1} تا دهمین هفته پس از اعمال تنش، هدایت روزنه‌ای تغییر محسوسی نشان نداد اما در سایر سطوح تنش شوری هفت هفته پس از آغاز تنش، روند کاهشی هدایت روزنه‌ای شدت یافت. به‌طورکلی شیب کاهش هدایت روزنه‌ای در تیمارهای ۱۰/۵ و ۲۳/۱dSm^{-1} نسبت به تیمار ۵/۲ dSm^{-1} شدیدتر بود (جدول ۴).

محتوای نسبی کلروفیل تحت تأثیر سطوح مختلف شوری و توده‌ها قرار نگرفت (جدول ۳). مطالعه روند تغییرات محتوای نسبی کلروفیل در طول دوره آزمایش نشان داد که با گذشت زمان این ویژگی کاهش پیدا می‌کند (جدول ۴). مطالعه همبستگی بین محتوای نسبی کلروفیل و میزان فتوسنتز حاکی از وجود رابطه مثبت و معنی‌دار (r^2=۰/۵۰**) این دو ویژگی با یکدیگر بود.

کارایی مصرف آب تحت تأثیر سطوح مختلف تنش شوری قرار نگرفت ($P\geq$۰/۰۵) (جدول ۲)؛ با این وجود کارایی مصرف آب با افزایش سطح تنش از ۵/۲ به‌۱۰/۵ dSm^{-1} به مقدار ۳/۴ درصد افزایش یافت و با افزایش شدت تنش به ۲۳/۱dSm^{-1} کارایی مصرف آب کاهش یافت (جدول ۳). به نظر می‌رسد در سطح شوری ۱۰/۲dSm^{-1}، گیاه کوشیا با بستن روزنه و مدیریت مصرف آب بدون کاهش فتوسنتز، قادر است کارایی مصرف آب را افزایش دهد؛ اما با افزایش شدت تنش و بسته شدن بیشتر روزنه‌ها، با وجود کاهش تبخیر و تعرق (جدول ۳) و جلوگیری از هدر رفت آب برای دریافت دی‌اکسیدکربن، برای فتوسنتز محدودیت ایجاد می‌گردد. بین توده‌های مورد مطالعه به لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری از نظر کارایی مصرف آب مشاهده نشد، با این وجود توده سبزوار علی‌رغم فتوسنتز کمتر در مقایسه با سایر توده‌ها به دلیل بستن روزنه‌ها و کاهش تبخیر و تعرق نسبت به توده بیرجند و بروجرد به‌ترتیب ۲/۰ و ۲/۱ درصد کارایی مصرف آب بیشتری داشت (جدول ۳).

بررسی روند تغییرات کارآیی مصرف آب در طول زمان پس از اعمال تنش شوری در توده‌های مختلف کوشیا و همچنین سطوح مختلف شوری نشان داد که بیشترین کارایی مصرف آب در تمامی توده‌ها و سطوح شوری، مربوط به هفته هشتم و نهم پس از اعمال تنش شوری بود (جدول ۳). با توجه به تأثیر میزان فتوسنتز و تبخیر و تعرق بر کارایی مصرف آب، بررسی این عوامل نشان می‌دهد که افزایش کارایی مصرف آب بیشتر تحت تأثیر کاهش میزان تبخیر و تعرق در مقایسه با فتوسنتز است (جدول ۴). نکته قابل توجه در این ارتباط افزایش هم‌زمان کارایی مصرف آب در سطوح مختلف تنش شوری بود.

فتوسنتز حساسیت زیادی به شوری داشته (Ashraf and Harris, 2013) و محدودیت فتوسنتزی در دو مرحله اتفاق می‌افتد. محدودیت‌های مرتبط با افزایش مقاومت روزنه‌ای که به محدودیت روزنه‌ای معروف است (Centritto *et al.*, 2003) و محدودیت‌های غیر روزنه‌ای که به دلیل اختلالات غیر روزنه‌ای در غلظت‌های بالای شوری حادث می‌شود (Munns *et al.*, 2006). در مطالعه حاضر با افزایش شدت تنش شوری میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق و هدایت روزنه‌ای کاهش و دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه افزایش یافت (جدول ۳). همبستگی مثبت و معنی‌داری بین فتوسنتز و تبخیر و تعرق (r^2=۰/۷۸**) و هدایت روزنه‌ای (r^2=۰/۸۰**) و همبستگی منفی و معنی‌داری بین فتوسنتز و دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه (r^2=-۰/۴۰**) مشاهده شد. تنظیم هدایت روزنه‌ای یکی از فرآیندهای مهم فیزیولوژیکی است که منجر به کاهش افت آب شده و به نظر می‌رسد این تنظیم غالباً در سطوح متوسط شوری انجام می‌گیرد (Everard *et al.*, 1994). در این مطالعه باوجود اعمال سطوح بالای تنش شوری تا ۲۳/۱dSm^{-1}، گیاه کوشیا قادر بود تنظیم هدایت روزنه‌ای را انجام دهد به نحوی که به موازات افزایش شدت تنش، از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای امکان از دست رفتن آب را کاهش داد. البته باید به این نکته توجه کرد که بسته شدن روزنه‌ها، علاوه بر اثرات مثبت، تأثیر منفی نیز بر فتوسنتز دارد. کاهش هدایت روزنه‌ای ممکن است از طریق کاهش میزان تبخیر و تعرق در حفظ محتوای آب گیاه نقش داشته باشد که این امر می‌تواند برای به حداقل رساندن مقدار سدیم انتقال‌یافته به اندام‌های هوایی مطلوب باشد (Tester and Davenport, 2003). هم‌زمان، بسته شدن روزنه‌ها سبب ممانعت از نفوذ و در نتیجه کاهش کربوکسیلاسیون دی‌اکسیدکربن می‌گردد (Flexas *et al.*, 2004). از طرف دیگر، هدایت روزنه‌ای بالا

ممکن است منجر به تثبیت مقدار قابل توجهی کربن به‌منظور افزایش سرعت رشـد و یـا بهبـود عملکـرد دانـه گـردد (Rahnama *et al*., 2010). گیاهانی که هدایت روزنه‌ای بالایی دارند با حفظ میزان تثبیت دی‌اکسیدکربن در تنش یونی یا اسمزی در مقایسـه بـا گیاهـانی کـه هدایت روزنه‌ای پایینی دارند موفق‌تر می‌باشند (Dulai *et al*., 2010, 2011, 2014).

با توجه به اینکه کوشیا گیـاهی اسـت چهـار کربنـه و از خـانواده کنوپودیاسه (Kafi *et al*., 2010)، احتمالاً یکی از دلایل تحمـل بـه شوری آن ساختار دستگاه فتوسـنتزی ایـن گیـاه باشـد. تفـاوت ذاتـی موجود در مکانیسم فتوسنتز بین گونه‌های سه کربنه و چهار کربنـه در ظرفیت فتوسنتزی آن‌ها (به‌عنوان مثال پروتئین‌های محلول، کلروفیل یـا سـطح بـرگ) تفـاوت ایجـاد مـی‌کنـد (Nippert *et al*., 2007). گونه‌های چهار کربنه در شرایطی که میـزان دی‌اکسـیدکربن محـدود است، در مناطق گرم، خشک و اغلب مکان‌های شور سـازگار و غالـب می‌باشند (Nayyar and Gupta, 2006). دمای بالا به‌واسطه کاهش تثبیت دی‌اکسـیدکربن و افـزایش فعالیـت اکسـیژناز رابیسـکو، سـبب افزایش چشمگیر تنفس نوری در گیاهان سه کربنه می‌شـود (Sage, 2002). در گیاهان چهار کربنه تعامل و همکـاری بـین چرخـه چهـار کربنـه و سـه کربنـه وجـود دارد (Voznesenskaya *et al*., 2002).

گزارش شده است که حساسیت بالاتر در چرخه آنزیمی سه کربنـه‌هـا مسئول سرعت پایین فتوسنتز در این گیاهان تحت تنش شوری است (Leisner *et al*., 2010). کارایی و سـرعت فتوسـنتز در حضـور نـور شدید کاهش می‌یابد (Erickson *et al*., 2015) و تحت شرایط تنش شوری، که در نتیجه محدودیت تثبیت دی‌اکسید کربن در مقایسـه بـا توانایی سیستم برداشت نوری است، کاهش تشدید می‌شود (Munns and Tester, 2008).

کمینه فلورسانس برگ سازگار شده به روشنایی نشان داد که بین سطوح مختلف تنش شوری اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جـدول ۵). به این مفهوم که مقدار فلورسانس در زمانی‌که پذیرنـده کوئینـون A در فتوسیستم II در بالاترین وضعیت اکسیداسیونی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II باز هستند)، در سطوح مختلف تـنش شـوری در کوشـیا مشابه بوده و تنش شوری روی باز بودن مراکز فتوسیستم II این گیاه تأثیری نداشته است. در بین توده‌ها نیز اختلاف معنی‌داری از نظر این پارامتر مشاهده نشد (جدول ۶). باوجود تغییر در بسیاری از خصوصیات دستگاه فتوسنتزی گیاه کوشـیا در طـی زمـان پـس از اعمـال تـنش شوری، میزان کمینه فلورسانس بـرگ سـازگار شـده بـه روشـنایی در هیچ‌یک از توده‌ها تغییر معنی‌داری نشان نداد (جدول ۷).

جدول ۵- تجزیه واریانس (سطح احتمال) شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 5- Analysis of variance (P value) of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses

منابع تغییر	درجه آزادی	فلورسانس کمینه	فلورسانس بیشینه	فلورسانس متغیر	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II
S.O.V	**df**	**Minimum fluorescence**	**Maximum fluorescence**	**Variable fluorescence**	**Quantum yield of photosystem II**
Replication تکرار	2	0.914	0.696	0.665	0.654
Salinity شوری	2	0.415^{ns}	0.376^{ns}	0.311^{ns}	0.150^{ns}
Error a خطا	4				
Mass توده	2	0.066^{ns}	0.271^{ns}	0.450^{ns}	0.509^{ns}
شوری×توده Mass×Salinity	4	0.758^{ns}	0.755^{ns}	0.603^{ns}	0.532^{ns}
Time زمان	6	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}	0.001^{**}
شوری×زمان Time×Salinity	12	0.841^{ns}	0.047^{*}	0.043^{*}	0.045^{*}
Time×Mass توده×زمان	12	0.821^{ns}	0.049^{*}	0.034^{*}	0.039^{*}
شوری×توده×زمان Time×Mass×Salinity	24	0.125^{ns}	0.260^{ns}	0.135^{ns}	0.127^{ns}
Error خطا	120				

*، ** و ns به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و غیر معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد

* and ** significant at levels of 5% and 1% and ns: not significant at levels of 5%

بیشینه فلورسانس برگ سازگار شده به نور بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که کوئینون A در فتوسیستم II در بالاترین مقدار شرایط احیایی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II بسته هستند). با افزایش میزان تنش شوری، میانگین این پارامتر روند کاهشی نشان داد اما اختلاف بین تیمارها معنی‌دار نبود (جدول ۶). همچنین تفاوت بین توده‌های مورد بررسی به لحاظ آماری معنی‌دار نگردید (P≥۰/۰۵) (جدول ۵). روند کلی تغییرات بیشینه فلورسانس برگ سازگار شده به نور در طی زمان و افزایش سن گیاه صعودی بود ولی با توجه به لحظه‌ای بودن این ویژگی در برخی از زمان‌ها نوساناتی مشاهده شد (جدول ۷).

جدول ٦- میانگین شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 6- Means of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses

		فلورسانس کمینه Minimum fluorescence	فلورسانس بیشینه Maximum fluorescence	فلورسانس متغیر Variable fluorescence	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II Quantum yield of photosystem II
شوری (Salinity) dSm^{-1}					
5.2		179ᵃ	317ᵃ	138ᵃ	0.410ᵃ
10.5		170ᵃ	304ᵃ	134ᵃ	0.408ᵃ
23.1		175ᵃ	296ᵃ	121ᵃ	0.374ᵃ
توده (Mass)					
بیرجند	Birjand	172ᵃ	310ᵃ	138ᵃ	0.409ᵃ
بروجرد	Borujerd	184ᵃ	315ᵃ	132ᵃ	0.385ᵃ
سبزوار	Sabzevar	169ᵃ	292ᵃ	123ᵃ	0.398ᵃ
توده× شوری (Salinity×Mass)					
$5.2dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	173ᵃ	312ᵃ	138ᵃ	0.414ᵃ
	بروجرد Borujerd	191ᵃ	322ᵃ	131ᵃ	0.377ᵃ
	سبزوار Sabzevar	172ᵃ	318ᵃ	146ᵃ	0.432ᵃ
$10.5dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	163ᵃ	308ᵃ	145ᵃ	0.434ᵃ
	بروجرد Borujerd	179ᵃ	315ᵃ	136ᵃ	0.392ᵃ
	سبزوار Sabzevar	168ᵃ	290ᵃ	122ᵃ	0.404ᵃ
$23.1dSm^{-1}$	بیرجند Birjand	179ᵃ	311ᵃ	131ᵃ	0.379ᵃ
	بروجرد Borujerd	180ᵃ	309ᵃ	129ᵃ	0.385ᵃ
	سبزوار Sabzevar	166ᵃ	269ᵃ	103ᵃ	0.357ᵃ

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

فلورسانس متغیر که نشان‌دهنده ظرفیت فتوسیستم II در راه‌اندازی ابتدای مسیر فتوشیمیایی (احیاء نوری QA) است، با افزایش شدت تنش شوری کاهش یافت اما این اختلاف معنی‌دار نبود (جدول ۶). در میان توده‌ها نیز از نظر فلورسانس متغیر اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۶).

بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II در سطوح مختلف شوری تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشت (جدول ۵) اما روند تغییرات آن با افزایش شدت تنش شوری به‌صورت کاهشی بود (جدول ۶). تفاوت بین توده‌ها نیز از این نظر معنی‌دار نبود (جدول ۵)، اما توده بیرجند نسبت به سایر توده‌ها از بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II بالاتری

برخوردار بود (جدول ۶).

جدول ۷- میانگین شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 7- Means of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses during salinity stress period

	هفته پس از اعمال تنش weeks after starting salinity stress	فلورسانس کمینه Minimum fluorescence	فلورسانس بیشینه Maximum fluorescence	فلورسانس متغیر Variable fluorescence	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II Quantum yield of photosystem II
	توده (Mass)				
بیرجند Birjand	5	206^{a}	273^{a-c}	67^{d}	0.240^{cd}
	6	157^{a}	266^{bc}	109^{a-d}	0.383^{a-d}
	7	168^{a}	339a^{-c}	172^{a-d}	0.469^{ab}
	8	187^{a}	354^{a-c}	167^{a-d}	0.449^{ab}
	9	150^{a}	247^{c}	98^{cd}	0.352^{a-d}
	10	146^{a}	274^{a-c}	128^{a-d}	0.444^{a-d}
	11	191^{a}	417^{a}	226^{a}	0.532^{a}
بروجرد Borujerd	5	199^{a}	264^{bc}	65^{d}	0.239^{d}
	6	168^{a}	271^{a-c}	103^{b-d}	0.342^{a-d}
	7	185^{a}	331^{a-c}	146^{a-d}	0.424^{a-d}
	8	201^{a}	372^{a-c}	171^{a-d}	0.449^{a-c}
	9	165^{a}	255^{c}	90^{cd}	0.322^{b-d}
	10	178^{a}	308^{a-c}	130^{a-d}	0.396^{a-d}
	11	188^{a}	407^{ab}	219^{ab}	0.522^{ab}
سبزوار Sabzevar	5	189^{a}	246^{c}	57^{d}	0.234^{d}
	6	160^{a}	260b^{c}	100^{cd}	0.364^{a-d}
	7	159^{a}	305^{a-c}	146^{a-d}	0.458^{ab}
	8	175^{a}	320^{a-c}	144^{a-d}	0.439^{a-d}
	9	153^{a}	250c	97^{cd}	0.371^{a-d}
	10	177^{a}	297a-c	121^{a-d}	0.393^{a-d}
	11	170^{a}	367a-c	197^{a-c}	0.528^{ab}
	شوری (Salinity)				
5.2 dSm^{-1}	5	206^{a}	289^{a-d}	83^{c-e}	0.290^{c-d}
	6	161^{a}	284^{a-d}	123^{a-e}	0.398^{a-e}
	7	173^{a}	355^{a-d}	182^{a-c}	0.479^{a-c}
	8	178^{a}	344^{a-d}	166^{a-d}	0.477^{a-c}
	9	165^{a}	250^{cd}	85^{c-e}	0.322^{b-e}
	10	179^{a}	297^{a-d}	117^{a-e}	0.386^{a-e}
	11	190^{a}	401^{ab}	211^{ab}	0.504^{ab}
10.5 dSm^{-1}	5	192^{a}	240^{cd}	48^{e}	0.203^{e}
	6	163^{a}	262^{a-d}	99^{b-e}	0.344^{a-e}
	7	175^{a}	320^{a-d}	145^{a-e}	0.445^{a-c}
	8	177^{a}	344^{a-d}	167^{a-d}	0.458^{a-c}
	9	153^{a}	276^{a-d}	123^{a-e}	0.427^{a-d}
	10	158^{a}	304^{a-d}	146^{a-e}	0.455^{a-c}
	11	173^{a}	384a-c	211^{ab}	0.540^{a}
23.1 dSm^{-1}	5	196^{a}	254^{b-d}	58de	0.220^{de}
	6	161^{a}	251^{cd}	90^{c-e}	0.346^{a-e}
	7	164^{a}	300^{a-d}	136^{a-e}	0.427^{a-d}
	8	208^{a}	357^{a-d}	150^{a-e}	0.402^{a-e}
	9	149^{a}	226^{d}	77^{c-e}	0.295^{b-e}
	10	164^{a}	280^{a-d}	115^{a-e}	0.388^{a-e}
	11	186^{a}	407^{a}	221^{a}	0.538^{a}

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

بررسی روند تغییرات بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II در توده‌های مختلف تا یازده هفته پس از شروع تنش شوری نشان داد که کارایی پتانسیل فتوسیستم II با گذشت زمان بهبود پیدا کرده و در تیمار $۱۰/۵dSm^{-1}$ روند بهبود مشهودتر می‌باشد (جدول ۷). با بررسی نتایج فلورسانس کلروفیل احتمالاً بتوان عنوان کرد که با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری، گیاه کوشیا خود را با شرایط تنش شوری تطابق داده و ساختار فتوسنتزی خود را در مقابل تنش‌های ثانویه ناشی از شوری پایدار کرده است. در مقابل، کاهش میزان فتوسنتز با گذشت زمان در اثر تنش شوری، احتمالاً بیانگر اختصاص نمک‌ها در جهت مدیریت تنش باشد (جدول ۴).

ممانعت‌کننده‌های غیر روزنه‌ای القاء شده در اثر شوری را می‌توان زمانی‌که تثبیت دی‌اکسیدکربن در نتیجه سمیّت یونی در سلول‌های مزوفیلی متوقف می‌شود مشاهده کرد. این محدودیت‌ها ممکن است با محدودیت فعالیت رابیسکو یا کاهش مقدار پروتئین رابیسکو یا کارایی پایین فتوسیستم II در مرحله دوم تنش شوری (Kalaji *et al.*, 2011) که غلظت زیادی از سدیم و کلر در برگ‌ها تجمع پیدا می‌کنند اتفاق بیفتد (Munns and Tester, 2008). در اثر تنش شوری بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II به دلیل افزایش میزان کمینه فلورسانس کاهش می‌یابد یا به عبارت دیگر کارایی فتوسیستم II کاهش می‌یابد. اما در این مطالعه با افزایش سطح تنش شوری، میزان کمینه فلورسانس برگ سازگار شده به روشنایی کوشیا کاهش یافت که این امر می‌تواند به این مفهوم باشد که در سطوح تنش بالا مراکز فتوسیستم II باز هستند و آماده انجام فعالیت‌های معمول خود هستند. از طرف دیگر بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II با افزایش سطح شوری از ۵/۲ به ۱۰/۵ و $۲۳/۱dSm^{-1}$ به‌ترتیب ۱۸ و ۲۰ درصد کاهش نشان داد (جدول ۶) که می‌تواند در ارتباط با کاهش فعالیت مراکز واکنش در فتوسیستم II به دلیل تجزیه پروتئین D1 باشد (Yamamoto *et al.*, 2014).

حفاظت دستگاه فتوسنتزی ممکن است از روش‌های مختلفی مانند اتلاف حرارت از طریق چرخه گزانتوفیل که اولین خط دفاعی در برابر صدمات انرژی برانگیخته است انجام گیرد (Terashima *et al.*, 2009; Erickson *et al.*, 2015). چرخه آب دومین خط دفاعی برای مصرف انرژی برانگیخته الکترون‌ها در فتوسیستم I به‌ویژه در هالوفیت‌ها می‌باشد (Seckin *et al.*, 2010; Erickson *et al.*, 2015). روش دیگر برای جلوگیری از برانگیخته شدن بیش از حد در زنجیره انتقال الکترون و حفاظت از سایر اجزای فتوشیمیایی، غیر فعال کردن فتوسیستم II است (Jaleel *et al.*, 2009; Taiz and Zeiger, 2010). کاهش پتانسیل آب خاک می‌تواند باعث محدودیت دسترسی به دی‌اکسیدکربن با کاهش هدایت روزنه‌ای شود (برای مثال، کاهش بارندگی یا شوری زیاد پتانسیل آب در خاک را کاهش می‌دهد). در طی تنش شوری، فتوسنتز اغلب توسط اثرات ثانویه به هم‌ریختگی هموستازی یونی کاهش می‌یابد. این امر غالباً منجر به جذب نور بیشتر از نیاز گیاه برای تثبیت دی‌اکسیدکربن شده که سبب بیش القایی زنجیره انتقال الکترون خطی و در نهایت ایجاد خسارت اکسیداتیو می‌گردد (Asada, 2006). همچنین ممکن است این امر در توقف احیاء فتوسیستم II مشارکت داشته باشد، در نتیجه ممانعت نوری انجام گیرد (Allakhverdiev *et al.*, 2002). تحت این شرایط مهار فتوسیستم II توسط اتلاف انرژی غیر تابشی یک مکانیسم دفاعی ضروری است (Qiu *et al.*, 2003). در این پژوهش میزان بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II با افزایش سطح شوری از۵/۲ به ۱۰/۵ و $۲۳/۱dSm^{-1}$ به‌ترتیب ۰/۵ و ۸/۸ درصد کاهش نشان داد که در مقایسه با میزان افزایش سطح تنش شوری مقدار ناچیزی است (جدول ۶). گزارش شده است که فتوسیستم II معمولاً حساسیت بیشتری در برابر تنش‌های محیطی در مقایسه با فتوسیستم I دارد (Apostolova *et al.*, 2006). در واقع حتی ممکن است فعالیت فتوسیستم I توسط شوری افزایش یابد به‌طوری‌که در سیانوباکتر (*Spirulina platensis*) این امر مشاهده شده است (Sudhir *et al.*, 2005). علاوه بر این عملکرد کوانتومی بیشتر در فتوسیستم I (ΦPSI) در مقایسه با عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (ΦPSII) ممکن است جریان چرخه الکترون به نفع فتوسیستم I باشد. جریان چرخه الکترون ممکن است نقشی در نگهداری مقدار کافی از ΔpH برای فرود انرژی الکترون برانگیخته‌شده از مسیر غیرفتوشیمیایی داشته باشد که احتمال دارد به‌عنوان مکانیسم حفاظتی در اثر تنش‌های اسمزی (Golding and Johnson, 2003) و یونی سدیم (Lu *et al.*, 2008) باشد. قابلیت حفظ بهتر فتوسنتز و متعاقب آن رسیدن به رشد و تولید (عملکرد) بیشتر، بر پایه مکانیسم‌های تنظیمی در طول دوره تنش شوری است.

بررسی میزان رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی به‌عنوان عوامل مؤثر در سیستم فتوسنتزی جهت دریافت نور و محافظت سیستم نوری گیاهان در مقابل نور شدید نشان داد که غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئیدها و کل رنگ‌دانه‌ها در مرحله ابتدای گلدهی در کوشیا تحت تأثیر توده‌ها و سطوح مختلف شوری قرار نگرفت (جدول ۸). تنش شوری به‌واسطه اثر سمیت یونی موجب شکسته شدن کلروفیل می‌شود (Ashraf and Harris, 2013). کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی نظیر کلروفیل a و کلروفیل b در اثر تنش شوری در مطالعات پیشین روی گیاهان زراعی مانند آفتاب‌گردان (*Heliantus annuus*) (Akram and Ashraf, 2011)، یونجه (*Medicago sativa*) (Winicov and Seemann, 1990) و گندم (*Triticum aestivum*) (Perveen *et al.*, 2010) گزارش شده است. تنش شوری میزان کلروفیل برگ را از طریق صدمه به بیوسنتز و یا تخریب

رنگ‌دانه‌ها تغییر می‌دهد. در این فرآیند ممکن است کلروفیل b به کلروفیل a تبدیل شده و نسبت کلروفیل a به کلروفیل b افزایش پیدا کند (Eckardt, 2009). مطالعات نشان داده است که پیش‌ماده‌های مهم تشکیل‌دهنده کلروفیل مانند گلوتامات و ۵ آمینو لوولینیک اسید در کالوس و برگ در شرایط تنش کاهش می‌یابد که نشان‌دهنده تأثیر بیشتر تنش شوری بر بیوسنتز کلروفیل در مقایسه با تخریب و شکسته شدن کلروفیل است. در این مطالعه مشاهده شد هیچ‌یک از رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی کوشیا تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفت. در واقع شاید بتوان عنوان کرد که گیاه کوشیا این قابلیت را دارد که با افزایش میزان شدت تنش شوری تا ۲۳/۱dSm^{-1}، بیوسنتز کلروفیل را ادامه داده و از تجزیه و تخریب آن جلوگیری کند. در واقع این ویژگی می‌تواند به‌عنوان یکی از اهداف برای انتقال صفات در اصلاح گیاهان مقاوم در نظر گرفته شود.

جدول ۸- میانگین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئیدها، نسبت کلروفیل a به کلروفیل b، غلظت کل رنگ‌دانه‌ها، سطح سبز و زیست‌توده در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 8- Means of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a / chlorophyll b, carotenoids, total pigments, green area and biomass in different levels of salinity and three Kochia masses

		کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئیدها	کلروفیل a / کلروفیل b	رنگ‌دانه کل	سطح سبز
		Chlorophyll a	Chlorophyll b	Carotenoids	Chlorophyll a/ Chlorophyll b	Total pigment	Green area
شوری (Salinity) dSm^{-1}		($mg.gdw^{-1}$)	($mg.gdw^{-1}$)	($mg.gdw^{-1}$)		($mg.gdw^{-1}$)	($m^2.plant^{-1}$)
5.2		1.74^a	1.25^a	1.61^a	1.40^a	4.59^a	9.93^a
10.5		1.56^a	1.10^a	1.45^a	1.42^a	4.11^a	8.64^{ab}
23.1		1.68^a	1.19^a	1.53^a	1.42^a	4.40^a	7.38^b
توده (Mass)							
بیرجند	Birjand	1.48^a	0.95^a	1.39^a	1.57^a	3.82^a	9.17^a
بروجرد	Borujerd	1.82^a	1.45^a	1.71^a	1.25^a	4.98^a	8.39^a
سبزوار	Sabzevar	1.68^a	1.13^a	1.49^a	1.48^a	4.30^a	8.39^a
توده× شوری (Salinity×Mass)							
5.2dSm^{-1}	بیرجند Birjand	1.27^a	0.59^a	1.20^a	2.13^a	3.07^a	9.92^a
	بروجرد Borujerd	1.99^a	1.71^a	1.81^a	1.17^a	5.51^a	10.28^a
	سبزوار Sabzevar	1.96^a	1.44^a	1.80^a	1.36^a	5.20^a	9.60^a
10.5dSm^{-1}	بیرجند Birjand	1.50^a	0.79^a	1.32^a	1.89^a	3.61^a	8.80^a
	بروجرد Borujerd	1.59^a	1.33^a	1.62^a	1.19^a	4.54^a	8.55^a
	سبزوار Sabzevar	1.58^a	1.16^a	1.43^a	1.36^a	4.17^a	8.56^a
23.1dSm^{-1}	بیرجند Birjand	1.68^a	1.45^a	1.64^a	1.15^a	4.77^a	8.79^a
	بروجرد Borujerd	1.87^a	1.31^a	1.71^a	1.43^a	4.89^a	6.34^a
	سبزوار Sabzevar	1.49^a	0.80^a	1.23^a	1.87^a	3.52^a	7.00^a

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

سطح سبز کوشیا تحت تأثیر افزایش شدت تنش شوری از ۵/۲ به ۱۰/۵ و ۲۳/۱dSm^{-1}، به‌ترتیب ۱۳ و ۲۶ درصد کاهش یافت (جدول ۸). بین توده‌ها اختلاف معنی‌داری از نظر این ویژگی مشاهده نشد (جدول ۸). برهمکنش سطوح شوری و توده نشان داد با افزایش سطح تنش شوری میزان سطح سبز کاهش یافت و تیمار ۵/۲dSm^{-1} و توده بروجرد بیشترین و تیمار ۲۳/۱dSm^{-1} و توده بروجرد کمترین سطح

سبز را دارا بودند (جدول ۸) هرچند که این اختلاف بـه لحـاظ آمـاری معنی‌دار نبود. بررسی اثر تنش شوری روی سـطح بـرگ ۱۸ ژنوتیـپ برنج (*Oryza sativa*) نشان داد که شوری سبب کاهش سطح بـرگ به دلیل کاهش تقسیم سلولی شد (Ali *et al*., 2004).

نتیجه‌گیری

نتایج این مطالعه نشان داد که میزان فتوسـنتز و بیشـینه کـارایی پتانسیل فتوسیستم II در گیاه کوشیا نسبت به افـزایش شـدت تـنش شوری کاهش زیـادی پیـدا نکـرد. همچنـین میـزان رنـگ‌دانـه‌هـای فتوسنتزی تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفت. بـه‌طـور کلـی نتـایج حاکی از این است که با وجود تنش شدید شوری، سیستم فتوسـنتزی کوشیا قادر به انجام فرآیندهای طبیعی خود بوده و می‌تواند بـه‌عنـوان گیاه مدل در مطالعات اصلاحی مورد استفاده قرار گیرد.

References

1. Akram, N. A., and Ashraf, M. 2011. Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. Agrochimica 55: 94-104.
2. Ali, Y., Aslam, Z., Ashraf, M. Y., and Tahir, G. R. 2004. Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment. International Journal of Environmental Science & Technology 1 (3): 221-225.
3. Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Miyairi, S., Yamamoto, H., Inagaki, N. Kanesaki, Y. and Murata, N. 2002. Salt stress inhibits the repair of photo damaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of psbA genes in Synechocystis. Plant Physiology 130: 1443-1453.
4. Apostolova, E. L., Dobrikova, A. G., Ivanova P. I., Petkanchin, I. B., and Taneva, S. G. 2006. Relationship between the organization of the PSII super complex and the functions of the photosynthetic apparatus. Journal of Photochemistry and Photobiology B. 83: 114-122.
5. Asada, K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiology 141: 391-396.
6. Ashraf, M., and Harris, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. Photosynthetica 51: 163-190.
7. Bray, E. A., Bailey-Serres, J., and Weretilnyk, E. 2000. Responses to abiotic stress. In: Buchanan, B., Gruissem, W. and Jones, R. (Eds.), Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiology, Rockville.1158-1203.
8. Centritto, M., Loreto, F., and Chartzoulakis, K. 2003. The use of low [CO_2] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. Plant, Cell and Environment 26: 585-594.
9. Chaves, M. M., Flexas, J., and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany 103: 551-560.
10. Dere, S., Gines, T., and Sivaci, R. 1998. Spectrophotometric determination of chlorophyll a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. Turkish Journal of Botany 22: 13-17.
11. Dulai S., Molnár I., Háló B., and Molnár-Láng. M. 2010. Photosynthesis in the 7H Asakaze Komugi/Manas wheat/barley addition line during salt stress. Acta Agronomica Hungarica 58: 367-376.
12. Dulai, S., Molnár, I., and Molnár-Láng, M. 2011. Changes of photosynthetic parameters in wheat/barley introgression lines during salt stress. Acta Biologica Szegediensis 55: 73-75.
13. Dulai, S., Molnár, I., Szopkó, D., Darkó, É., Vojtkó, A., Sass-Gyarmati, A., and Molnár-Láng, M. 2014. Wheat-*Aegilops biuncialis* amphiploids have efficient photosynthesis and biomass production during osmotic stress. Journal of Plant Physiology 171: 509-517.
14. Eckardt, N. A. 2009. A new chlorophyll degradation pathway. Plant and Cell 21: 700.
15. Ewing, K., and Dobrowolski, J. P. 1992. Dynamics of shrub die-off salt desert plant community. Journal of Range Management 45: 194-199.
16. Erickson, E., Wakao, S., and Niyogi, K. K. 2015. Light stress and photoprotection in *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Journal 82: 449-465.
17. Everard, J. D., Gucci, R., Kann, S. C. Flore, J. A., and Loescher, W. H. 1994. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity. Plant Physiology 106: 281-292.
18. Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., and Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants. Plant Biology 6: 269-279.
19. Golding, A. J., and Johnson, G. N. 2003. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. Planta 218: 107-114.
20. Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., and Panneerselvam, R. 2009. Drought

stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. International Journal of Agriculture and Biology 11: 100-105.
21. Jami Al Ahmadi, M., and Kafi M. 2008. Kochia (*Kochia scoparia*): To be or not to be? In: Kafi, M., and Khan, M. A. (Eds.), Crop and forage production using saline waters. Daya Publisher, New Delhi.
22. Kafi, M., Asadi, H., and Ganjeali, A. 2010. Possible utilization of high salinity waters and application of low amounts of water for production of the halophyte *Kochia scoparia* as alternative fodder in saline agroecosystems. Agriculture and Water Management 97: 139-147.
23. Kalaji, H. M., Govindjee, Bosa, K., Koscielniak, J., and Zuk-Golaszewska, K. 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO_2 assimilation of two Syrian barley landraces. Environmental and Experimental Botany 73: 64-72.
24. Leisner, C. P., Cousins, A. B., Offermann, S., Okita, T. W., and Edwards, G. E. 2010. The effects of salinity on photosynthesis and growth of the single-cell C_4 species *Bienertia sinuspersici* (Chenopodiaceae). Photosynthesis Research 106: 201-214.
25. Lu, K. X., Yang, Y., He, Y., and Jiang, D. A. 2008. Induction of cyclic electron flow around photosystem I and state transition are correlated with salt tolerance in soybean. Photosynthetica 46: 10-16.
26. Medici, L. O., Azevedo, R. A., Canellas, L. P., Machado, A. T., and Pimentel, C. 2007. Stomatal conductance of maize under water and nitrogen deficits. Pesquisa Agropecuária Brasileira 42: 599-601.
27. Mittal, S., Kumari, N., and Sharma, V. 2012. Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D_1 and antioxidant enzymes. Plant Physiology and Biochemistry 54: 17-26.
28. Munns, R., and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology 59: 651-68.
29. Munns, R., James, R. A., and Lauchli, A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. Journal of Experimental Botany 57: 1025-1043.
30. Nayyar, H., and Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of $C_3$and C_4plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. Environmental and Experimental Botany 58: 106-113.
31. Nippert, J. B., Fay, P. A., and Knapp, A. K. 2007. Photosynthetic traits in C_3 and C_4 grassland species in mesocosm and field environments. Environmental and Experimental Botany 60: 412-420.
32. Omoto, E., Taniguchi, M., and Miyake, H. 2010. Effects of salinity stress on the structure of bundle sheath and mesophyll chloroplasts in NAD-malic enzyme and PCK type C_4 plants. Plant Production Science 13: 169-176.
33. Perveen, S., Shahbaz, M., and Ashraf, M. 2010. Regulation in gas exchange and quantum yield of photosystem II (PSII) in salt stressed and non-stressed wheat plants raised from seed treated with triacontanol. Pakistan Journal of Botany 42: 3073-3081.
34. Qiu, N., Lu, Q., and Lu, C. 2003. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica.* New Phytologist 159: 479-486.
35. Rahnama, A., Poustini, K., Tavakkol-Afshari, R., and Tavakoli, A. 2010. Growth and stomatal responses of bread wheat genotypes in tolerance to salt stress. World Academy of Science Engineering and Technology 71: 14-19.
36. Sage, F. R. 2002. Variation in the kcat of Rubisco in C_3 and C_4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. Journal of Experimental Botany 53: 609-620.
37. Salehi, M., Kafi, M., and Kiani, A. 2009. Growth analysis of Kochia (*Kochia scoparia* (L.) schrad) irrigated with saline water in summer cropping. Pakistan Journal of Botany 41: 1861-1870.
38. Saravanavel, R., Ranganathan, R., and Anantharaman, P. 2011. Effect of sodium chloride on photosynthetic pigments and photosynthetic characteristics of *Avicennia officinalis* seedlings. Recent Research in Science and Technology 3: 177-180.
39. Seckin, B., Turkan, I., Sekmen, A. H., and Ozfidan, C. 2010. The role of antioxidant defense systems at differential salt tolerance of *Hordeummarinum* Huds. (sea barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (cultivated barley). Environmental and Experimental Botany 69: 76-85.
40. Sudhir, P., Pogoryelov, D., Kovács, L., Garab, G., and Murthy, S. D. S. 2005. The effects of salt stress on photosynthetic electron transport and thylakoid membrane proteins in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. Journal of Biochemistry and Molecular Biology 38: 481-485.
41. Taiz, L., and Zeiger, E. 2010. Plant Physiology. 5^{th} Ed. Sinauer Associates, Sunderland.
42. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W. S., Oguchi, R. 2009. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. Plant and Cell Physiology 50: 684-697.
43. Tester, M., and Davenport, R. J. 2003. Na^+tolerance and Na^+transport in higher plants. Annals of Botany 91: 503-527.
44. Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Artyusheva, E. G., Freitag, H., and Edwards, G. E. 2002. Proof of C_4photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). Plant Journal 31: 649-662.
45. Winicov, I., and Seemann, J. R. 1990. Expression of genes for photosynthesis and the relationship to salt tolerance

of alfalfa (*Medicago sativa*) cells. Plant and Cell Physiology 31: 1155-1161.

46. Yamamoto, Y., Kai, S., Ohnishi, A., Tsumura, N., Ishikawa, T., Hori, H., Morita, N., and Ishikawa, Y. 2014. Quality control of PSII: behavior of PSII in the highly crowded grana thylakoid under excessive light. Plant and Cell Physiology 55: 1206-1215.
47. Zhang, G., and Deng, C. 2012. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of salinity-alkalinity stressed *Phragmites australis* seedlings. Journal of Food, Agriculture & Environment 10: 880-884.

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 16, No. 4, Winter. 2019, p. 743-759

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۶، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۷، ص. ۷۵۹-۷۴۳

Photosynthetic Characteristics of Kochia as Affected by Salinity Stress

J. Nabati[1*]- M. Kafi[2]- E. Boroumand Rezazadeh[3]- A. Masoumi[4]- M. Zare Mehrjerdi[5]
Received: 23-02-2017
Accepted: 10-06-2018

Introduction

Low precipitation, high temperature and high evaporation along with excessive consumption of water sources have led to reduced quantity and quality of water sources (e.g. water salinization) in arid and semi-arid regions which ultimately affect crop growth. Environmental stresses such as salinity, cause alterations in a wide range of physiological, biochemical, and molecular processes in plants. So, identification of plants which are less affected by salinity could be of great importance in breeding programs. Kochia (*Bassia scoparia*) is such a crop which its high tolerance to salinity has been reported in previous studies. Since photosynthesis is the most fundamental and intricate physiological process in all green plants determining plant yield under salinity stress, the aim of this study was evaluation of the effects of salinity on photosynthetic characteristics of kochia.

Materials and Methods

In order to study photosynthetic characteristics of kochia under salinity conditions, an experiment was conducted as split-plot based on randomized complete block design with three replications. Three masses of kochia including Birjand, Borujerd and Sabzevar were considered in main plots and three levels of salinity (5.2, 10.5 and 23.1 $dS.m^{-1}$) as sub-plots. Photosynthesis, evapotranspiration, stomatal conductance, Sub-stomatal CO_2 concentration and quantum yield of PSII were measured in the youngest fully expanded leaf for seven weeks started from thirty days after imposing stress. Chlorophyll a, b and carotenoids and green area were measured at anthesis. Data were analyzed using Minitab 16 and means were compared by LSD test at a significance level of 0.05.

Results and Discussion

Results indicated that photosynthesis and evapotranspiration was decreased over the time after salinity imposed. Photosynthesis and evapotranspiration in different masses and salinity levels was almost the same in the 8^{th} week after imposing salinity stress. At the end of the growth season, photosynthesis and evapotranspiration indicated too much decrease in all salinity levels and reached to a same level. In the 4^{th} week after salinity was imposed, the highest photosynthesis was observed in Birjand, Sabzevar and Borujerd, respectively. Reduction intensity of evapotranspiration in time was more in Birjand compared to Borujerd and Sabzevar masses. CO_2 sub-stomatal CO_2 showed a pronounced increase in all masses and a salinity levels in the 8^{th} weeks after salinity imposed. Results of chlorophyll fluorescence indices in the salinity imposing period indicated an improvement of these indices and finally the increase in quantum yield of photosystem II. Stomatal conductance showed a decreasing trend during time and reached to the lowest level in the 11^{th} week after imposing stress. The lowest mean of this parameter was belong to Sabzevar mass. Stomatal conductance did not vary much till ten^{th} week after imposing salinity while it got a steep slope decreasing trend in the other two salinity levels in week seven. Decreasing trend of stomatal conductance was stronger in treatments of 10.5 and 23.1 $dS.m^{-1}$ compared to $5.2dS.m^{-1}$. Leaf content of chlorophyll a, b, carotenoids and total pigments at anthesis were not affected by kochia masses and salinity levels. Interaction of salinity and mass indicated a lower green area in higher salinity levels. The highest and lowest green area was observed in Borujerd mass in salinity levels of 5.2 and 23.1 $dS.m^{-1}$, respectively.

Conclusions

Results of this experiment indicated that photosynthesis and quantum yield of PSII in kochia did not vary

1- Member of staff, Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad
2- Member of staff, Faculty of Agriculture, and Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad
3- Ph.D. in Agronomy, Ferdowsi University of Mashhad
4- Member of staff, Payame Noor University
5- Member of staff, Shirvan higher education complex
(*- Corresponding Author Email: jafarnabati@ferdowsi.um.ac.ir)

much as salinity intensity increased. Also, content of photosynthesis pigments was not affected by salinity stress. Generally, it could be concluded that photosynthesis system of kochia is capable to maintain its normal processes although being imposed to sever salinity stress and though could be used as a model crop in plant breeding programs.

Keywords: Evapotranspiration, Quantum yield of photosystem II